Jb. Nass. Ver. Naturk.	Bd. 99	Seite 107—116	Wiesbaden, 1968

LERCHENSPORN

Von Dr. GEORG EBERLE, Wetzlar*)

Mit 8 Abbildungen

Jahr für Jahr zieht es uns, wenn der Frühling seinen Einzug hält, hinaus in den sonnendurchwärmten Laubmischwald, wo auf feuchtem, nährstoffreichem Boden ein buntblumiger Teppich eine artenreiche Flora vereint: Weißes und Gelbes Buschwindröschen *(Anemone nemorosa* und *Anemone ranunculoides)*, Waldveilchen *(Viola silvatica)*, Gilbstern *(Gagea silvatica)*, Lungenkraut *(Pulmonaria officinalis)*, Aronstab *(Arum maculatum)*, Schwefelgelbe Schlüsselblume *(Primula elatior)*, vielleicht auch Leberblümchen *(Anemone hepatica)*, Blaustern *(Scilla bifolia)*, Einbeere *(Paris quadrifolia)* und Goldmilzkraut *(Chrysosplenium alternifolium)*, kaum aber eine so gesellig und ganze Flächen geschlossen überziehend wie der Lerchensporn. Auch in Hecken, lichten Buschwäldchen, Feldgehölzen, Baumgärten und alten Parken tritt er gerne auf, bald mit rotveil, bald mit elfenbeinweiß überblühtem Blattwerk Fallaub und Erde verdeckend. Selten schaut man an seinen Wuchsorten vergeblich nach dem Moschuskraut *(Adoxa moschatellina)* aus, dessen olivgrünes Laub im Schnitt große Ähnlichkeit mit den blaugrünen Lerchensporn-Blättern hat.

*) Dr. GEORG EBERLE, 633 Wetzlar, Altenberger Str. 33.

Bildbeschriftung zur Tafel 2 (Rietschel, Kieselschwämme)

Fig. 4. *Devonoscyphia sandbergeri* n. g., n. sp. *Holotypus*, SMF XXVI 201; oberes Mitteldevon, Freienfels (Weiltal). Freigeätzte Außenwand; am linken Bildrand liegen Nadeln hexactinellider Schwämme als Fremdkörper; × 10.

Fig. 5. *Devonoscyphia ? sandbergeri* n. g., n. sp. Original in der Sammlung SANDBERGER, Städt. Mus. Wiesbaden = Abb. 2a; oberes Mitteldevon, Villmar an der Lahn (? Wilhelmsmühle). Ausschnitt der Außenwand, unter Glycerin aufgenommen; × 10.

Fig. 6. *Devonoscyphia sandbergeri* n. g., n. sp. *Holotypus*, SMF XXVI 201; oberes Mitteldevon, Freienfels (Weiltal). Polierter Anschliff, der sowohl die Kanäle, wie auch, besonders in der linken Bildhälfte, das Skelett zeigt; × 7.

Alle Aufnahmen vom Verfasser.

Übersicht: Blütenstandsanalysen von zehn Lerchensporn-Blütentrauben. Teil I: Die Bespornung der Blüten in den fünf Längszeilen (jeweils von links unten nach rechts oben zu lesen). Teil II: Anordnung der Längszeilen mit den links- und rechtsgespornten Blüten beiderseits der durch die Doppellinie angedeuteten Mitte (A bis D) der Schauseite der Blütenstände. Die fett gedruckten Blüten sind die Abweicher in ihrer Zeile.

		I					II							Anmerkungen
Nr. 1	*Corydalis cava*	6 re	7 li	8 re	9 li	10 re		9 li	7 li	‖	10 re	8 re	6 re	(A); vgl. Bild 6a. Grundspirale rechtsläufig; abweichungsfreie Bespornung
	16. 4. 47	1 re	2 li	3 re	4 li	5 re		4 li	2 li	‖	5 re	3 re	1 re	
Nr. 2	*Corydalis cava*	6 li	7 re	**8 re**	9 li		**8 re**	6 li	9 li	‖	7 re			(E)
	4. 4. 47	1 li	2 re	3 li	4 li	5 re	3 li	1 li	4 li	‖	2 re	5 re		
Nr. 3	*Corydalis cava*	11 re	12 li	13 re				12 li		‖	13 re	11 re		(B)
	4. 4. 47	6 re	7 li	8 re	9 li	**10 re**	9 li	7 li	**10 re**	‖	8 re	6 re		
		1 re	2 li	3 re	4 li	5 li	4 li	2 li	5 li	‖	3 re	1 re		
Nr. 4	*Corydalis solida*	16 li	17 re						16 li	‖		17 re		
	5. 4. 47	11 li	**12 li**	**13 re**	**14 li**	**15 re**	**15 re**	**13 re**	11 li	‖	**14 li**	**12 li**		(D)
		6 li	7 re	8 li	9 re	10 li	10 li	8 li	6 li	‖	9 re	7 re		
		1 li	2 re	3 li	4 re	5 li	5 li	3 li	1 li	‖	4 re	2 re		
Nr. 5	*Corydalis solida*	11 re	**12 li**	**13 re**	14 re				**13 re**	‖	11 re	14 re	**12 li**	(C); vgl. Bild 6b.
	27. 11. 47	6 re	7 re	8 li	9 re	10 li		10 li	8 li	‖	6 re	9 re	7 re	
		1 re	2 re	3 li	4 re	5 li		5 li	3 li	‖	1 re	4 re	2 re	
Nr. 6	*Corydalis solida*	26 li	**27 li**	**28 re**			**28 re**	26 li		‖	**27 li**			(E); vollkommen einseitswendig, trotz mehrerer auch außerhalb der rückseitigen Geradzeile auftretender Bespornungs-Abweicher (Blüte 17, 21, 22 und 27).
	30. 3. 48	**21 re**	**22 li**	**23 re**	24 li	25 re	**23 re**	**21 re**	24 li	‖	**22 li**	25 re		
		16 li	**17 li**	18 li	19 li	20 re	18 li	16 li	19 li	‖	**17 li**	20 re		
		11 li	12 re	13 li	14 li	15 re	13 li	11 li	14 li	‖	12 re	15 re		
		6 li	7 re	8 li	9 li	10 re	8 li	6 li	9 li	‖	7 re	10 re		
		1 li	2 re	3 li	4 li	5 re	3 li	1 li	4 li	‖	2 re	5 re		
Nr. 7	*Corydalis cava*	11 li	12 li	13 re	14 li	15 re	11 li	14 li	12 li	‖	15 re	13 re		(A); trotz abweichungsfreier Bespornung in allen Geradzeilen steht Blüte 2 verkehrt
	5. 4. 48	6 li	7 li	8 re	9 li	10 re	6 li	9 li	7 li	‖	10 re	8 re		
		1 li	2 li	3 re	4 li	5 re	1 li	4 li	2 li	‖	5 re	3 re		
Nr. 8	*Corydalis cava*					**16 li**				‖			**16 li**	(A); Grundspirale linksläufig
	2. 4. 48	15 li	14 re	13 li	12 re	11 re		13 li	15 li	‖	12 re	14 re	11 re	
		10 li	9 re	8 li	7 re	6 re		8 li	10 li	‖	7 re	9 re	6 re	
		5 li	4 re	3 li	2 re	1 re		3 li	5 li	‖	2 re	4 re	1 re	
Nr. 9	*Corydalis cava*	15 re	14 li	13 re	12 li	11 li	12 li	14 li	11 li	‖	13 re	15 re		(C); Blüten völlig einseitswendig trotz zweier Bespornungs-Abweicher
	5. 4. 48	10 re	9 li	8 re	7 li	6 li	7 li	9 li	6 li	‖	8 re	10 re		
		5 re	4 li	**3 li**	**2 re**	1 li	**2 re**	4 li	1 li	‖	**3 li**	5 re		
Nr. 10	*Corydalis cava*			18 li	17 re	**16 li**		18 li		‖	17 re		**16 li**	(A); 6. Blüte doppelt gespornt
	30. 3. 48	15 li	14 re	13 li	12 re	**11 li**		13 li	15 li	‖	12 re	14 re	**11 li**	
		10 re	**9 li**	8 li	7 re	6 re/li		8 li	**10 re**	‖	7 re	**9 li**	6 re/li	
		5 li	4 re	3 li	2 re	1 re		3 li	5 li	‖	2 re	4 re	1 re	

gesorgt. Nur diese Nährstoffvorräte befähigen den Lerchensporn so früh und so rasch seine oberirdischen Teile zu entfalten, zu blühen, zu fruchten und wieder eine Rücklage für die nächstjährige Wachstumszeit zu schaffen. Als Speicherorgan dient dem Hohlknolligen Lerchensporn eine meist recht tief im Boden steckende, hohlwerdende und hinten sich öffnende Knolle (Abb. 7a und b), welche die Größe eines kleinen Apfels erreichen kann, den anderen Arten eine nur etwa haselnußgroße volle Knolle, die in geringerer Tiefe zu liegen pflegt (Abb. 8a). Hinter diesen nicht gerade sehr wesentlich erscheinenden Verschiedenheiten stehen nun aber so bemerkenswerte Unterschiede in der Bildungsweise dieser Knollen, daß die hohlknolligen und vollknolligen Lerchensporne zwei ganz verschiedenen Typen zugezählt werden müssen. Die großen Knollen des Hohlknolligen Lerchensporns sind lange lebende und durch den Zuwachs der verschiedenen Jahre sowohl in die Länge als auch in die Dicke wachsende Hauptachsen, deren älteste hinten gelegenen Teile beim Weiterwachsen absterben. Bei dem Vollknolligen Lerchensporn und einigen ihm naheverwandten Arten, zu denen auch unser Mittlerer und Niederer Lerchensporn gehören, findet dagegen von Jahr zu Jahr in einer geradezu einzigartigen Weise eine Erneuerung der Knollen statt.

Nachdem die Hauptwurzel schon im ersten Jahr abgestorben ist, tragen die Knollen des Hohlknolligen Lerchensporns über die Oberfläche verstreut alljährlich sich erneuernde Seitenwurzeln. Am Scheitel aber steht eine unbegrenzt weiterwachsende, sich nicht durch Blütensproßbildung erschöpfende Knospe (Abb. 7 l). Die Blütentriebe entstehen als Achselsprosse der Nieder- und Laubblätter der Gipfelknospe.

Entnehmen wir jedoch zur Zeit des Durchbruchs eine blühbare Pflanze des Vollknolligen Lerchensporns dem Boden, so sehen wir eine durch eine lose anhaftende, oft zerfetzte dunkelbraune Haut umgebene gelbliche Knolle, die am unteren Ende einen Schopf verzweigter Wurzeln, am oberen Ende eine aus Niederblättern gebildete stattliche Knospe trägt. Da der Blütenstengel gipfelständig ist, beendet mit ihm der betreffende Sproß sein Wachstum, welches von Achselknospen der mittleren Niederblätter des sich erschöpfenden Triebes weitergeführt wird. Schneiden wir die Knolle quer durch, so erkennen wir im Innern eines von Stärke weißen Speichergewebes (Rinde) einen neben dem gelblichen, offensichtlich zerdrückten Leitstrang (Zentralzylinder) liegenden etwa kreisrunden Teil, welcher wieder eine Rinde, einen grundgewebereichen Leitstrang und einen sie trennenden Ring von Bildungsgewebe (Kambium) erkennen läßt (Abb. 8c). Schneiden wir zur Ergänzung dieses Bildes die Knolle nun längs so durch, daß der Schnitt sowohl diesen inneren Körper als auch den seitlich neben ihm liegenden, in der Zerstörung befindlichen Leitstrang in der Mittelebene trifft, so sehen wir, daß dieser innere Teil nach oben in den Blütenstengel, nach unten in den Wurzelschopf übergeht (Abb. 8d). Er wird von dem Speichergewebe umgeben, das wie der der Zerstörung verfallene Leitstrang

nicht zu der jetzt blühenden sondern zu der vorjährigen Sproßgeneration gehört, deren Blütenstandsrest sich mitunter noch am Knollenscheitel über dem vergehenden Leitstrang erkennen läßt. Dieser innere Gewebekörper ist also nichts anderes als die in der Entwicklung befindliche Knolle des jetzt blühenden Sprosses (Abb. 8b). Zur Fruchtzeit finden wir denn auch die Knolle der jetzt vergehenden Sproßgeneration voll entwickelt und mit Speicherstoffen prall gefüllt. Sie wird umhüllt von zwei Häuten, einer inneren gelbbraunen und wohlerhaltenen Haut, in welcher man ohne Mühe den Rest der soeben während der Frühlingsentwicklung geleerten Knolle erkennt, und einer äußeren dunkelbraunen und zerfetzten, welche den Rest der vorvorjährigen Knolle darstellt (Abb. 8h und i). Die Knolle ist also fertig, wenn der Sproß und die Wurzeln, welche zu ihr gehören, ihre Aufgaben erfüllt haben und wie das Knollenbildungsgewebe absterben. Ende Juli zeigt sich aber, daß in diesem Kambiummantel unterhalb der achselständigen Erneuerungsknospe ein Zellstreifen seine Teilungsfähigkeit beibehalten und einen neuen, zunächst sehr dünnen Kambiumzylinder gebildet hat. Dieser gewinnt nun Anschluß an die senkrecht über ihm liegende Achselknospe und verbindet diese mit einer Wurzelanlage, welche über der höchsten Seitenwurzel des abgestorbenen Wurzelsystems gebildet wurde. Eine Nachschau im September bzw. Oktober zeigt uns die junge Knollenanlage zwischen der regenerierten Wurzel und der den Blütensproß schon einschließenden Knospe neben dem der Auflösung entgegengehenden alten Leitstrang die Speicherknolle durchsetzen, die also das Vermächtnis der vergehenden Generation an die sich neu entwickelnde darstellt. Im November ist der Wurzelschopf bereits voll entwickelt und die Knospe zentimeterlang ausgetrieben. In diesem Zustand überwintert die Pflanze. — Die einsetzende Vegetationszeit führt schließlich die Entwicklungsvorgänge beschleunigt der Blüte und dem Abschluß des Wachstums der neuen Knolle entgegen.

Die Knolle der vollknolligen Lerchensporn-Arten ist also ein rein kambiogenes Gebilde, das letzten Endes auf Zellmaterial des Keimstengels (Hypokotyl) zurückgeht. Sie stellt die Verbindung her zwischen einer Knospe und einer Wurzel, welche als zunächst völlig selbständige Seitenorgane an den absterbenden älteren Organen gebildet werden, also in keinerlei Leitbündel-Verbindung mit den Mutterorganen stehen. Sehr häufig kommen zwei sich ungefähr gegenüberliegende Achselknospen zur Entwicklung. Da dann auch zwei Kambiumzylinder gebildet werden, kommt es zur Ausbildung zweier Knollen, die in der Haut ihrer Mutterknolle nebeneinander stecken. Von einer Teilung der Knolle kann also eigentlich nicht gesprochen werden (Abb. 8e bis i). In einigen wenigen Fällen beobachtete ich, daß auch drei Tochterknollen aus einer Mutterknolle hervorgegangen waren. Da sich diese Neubildungsvorgänge alljährlich wiederholen, sind die Knollen der blühbaren Pflanzen alle gleich alt und gleich groß.

Wie die Laubblätter durchbrechen auch die Blütentriebe des Hohlknolligen Lerchensporns die Erde ohne Niederblattschutz, indem die zarten Blatt- und Blütenstandsteile nach rückwärts gerichtet hinter den den Durchbruch bewirkenden scharf knieförmig gebogenen Stielen durch die Erde nach oben hindurchgezogen werden (Abb. 1 und 7k). Im Spätherbst oder Vorwinter findet man die jungen Blütenstände und Laubblätter innerhalb der Niederblattknospen, aber noch aufrecht (Abb. 7c). Mit ihrer Vergrößerung werden, weniger vielleicht durch Raummangel als durch Wachstumskrümmung bewirkt, ihre ausgeprägt dorsiventralen Stiele gegen die flachere Innen- oder Oberseite derselben an der wohl besonders krümmungsfähigen Stelle unterhalb der Spreiten eingebogen. So verlassen die Laubblätter und Blütenstände etwa Mitte Dezember die Knospen mit vollendeten Durchbruchskrümmungen, die enganliegenden Niederblätter oft in der Nähe des Grundes durchstoßend (Bild 7f bis i). Bemerkenswerterweise behalten die Stiele diese Durchbruchskrümmung bei, wenn man die austreibenden Knollen so pflanzt, daß die Knospen sich über der Erde befinden und die nun in der Luft wachsenden Blätter und Blütenstände im Dunkel gehalten werden. Läßt man in dieser Weise gepflanzte Knollen aber im Licht wachsen, so verlieren sich die Krümmungen, und die Stengel richten sich auf, wie das sonst nach dem Durchbruch über die Erd-Oberfläche normalerweise eintritt. Daß Dunkelheit bei Lerchensporn-Stengeln als ungerichteter, Krümmungen auslösender Reiz zu wirken vermag, zeigt sich sehr schön beim Vollknolligen Lerchensporn. Bei ihm durchbrechen zwar die Blütentriebe den Boden im Schutze des letzten großen Niederblattes ohne Durchbruchskrümmung (Abb. 8a) und verlassen mit ihren Blättern erst über der Erde diese Hülle. Aber bei zu dieser Zeit verdunkelten Pflanzen sieht man sowohl an den Blatt- als auch an den Blütenstandsstielen starke Krümmungen auftreten, die durchaus den Durchbruchskrümmungen beim Hohlknolligen Lerchensporn entsprechen und sich gelegentlich auch am natürlichen Wuchsort finden, wo nachträglich eine stärkere Überdeckung z. B. durch Fallaub eingetreten ist. Auch hier tritt die Krümmung durch gefördertes Wachstum der stärker gewölbten Stielaußenseite gegen die flache Innen- oder Oberseite ein (Hyponastie). Bei beiden Lerchensporn-Arten verlieren übrigens die Stengel mit dem Älterwerden die Fähigkeit, Lichtmangel mit Krümmungen zu beantworten.

Mit der Gattung Erdrauch *(Fumaria)*, bei uns vor allem durch einige Ackerunkräuter, Schuttplatz- und Heckenpflanzen vertreten, und wenigen außereuropäischen Gattungen, z. B. dem in Bauerngärten beliebten, in China und Japan beheimateten Tränenden Herz *(Dicentra spectabilis)*, bilden die Lerchensporne eine Unterfamilie der Mohngewächse (Papaveraceae). Dies mag zunächst überraschen, wenn wir an die vom Mohnblütentypus so stark abweichenden Blüten des Lerchensporns denken. Doch hinter diesen Abweichungen treten die Gemeinsamkeiten des Bauplans und des Baustoffs deutlich genug hervor: die zweigliedrigen Kreise

der zwittrigen Blüten; der oberständige Fruchtknoten, in dem die Samenanlagen an den Verwachsungsnähten der beiden quer-(transversal-)gestellten Fruchtblätter sitzen; die Samen, welche Nährgewebe (Endosperm) enthalten; den Opium-Alkaloiden verwandte Inhaltsstoffe der Knollen, unter welchen das Protopin das allgemein kennzeichnende ist (sog. Leit-Alkaloid).

Sehr bemerkenswerte Verhältnisse zeigen sich bei näherer Betrachtung der in den vielfach ansehnlichen endständigen Trauben vereinten, bald in rechtsläufiger, bald in linksläufiger Grundspirale angeordneten Blüten der Lerchensporne (vgl. Blütenstandsanalysen [Übersicht] und Abb. 6). Obwohl die Blüten in fünf Längsreihen (Geradzeilen oder Orthostichen) um die Blütenstandsachse angeordnet sind (sog. 2/5-Stellung), schauen sie vielfach nach einer Seite und bieten mit ihren nach oben gewendeten Nektarspornen und dem lippigen Blüteneingang das von den Lippenblütlern (Labiatae) und den Schmetterlingsblütlern (Papilionaceae) her so wohl bekannte Bild einer median-zygomorphen Blüte. Doch an jungen Blütenständen zeigt sich, daß die Blüten in Wirklichkeit transversal-zygomorph sind, d. h. daß die einzige Symmetrie-Ebene quer (zum Beschauer) verläuft (Abb. 7d und e, 8k und l). Dieser im allgemeinen seltene Fall der Zygomorphie kommt vor allem dadurch zustande, daß der Nektarsporn von einem der seitlich stehenden Blütenblätter, bald dem linken, bald dem rechten gebildet wird (Deckblatt stets nach vorn, d. h. zum Beschauer gerichtet!). Vor dem Erblühen neigen sich durch verstärktes Wachstum der gespornten und auch sonst geförderten Seite die Blüten auf ihren Stielen entgegen der Schwerkraft so hinter ihren Tragblättern zur Seite über, daß die gespornten Blütenblätter nach oben kommen. Nach vollendeter Überbiegung bilden die Fruchtknoten mit dem Stiel, mit dem sie in den geraden und aufrechten Knospen gleichgerichtet waren, einen Winkel von etwa 90°. Während die Blütenstiele beim Hohlknolligen Lerchensporn nur geringfügig durch eigene Schiefstellung sich an diesem Überneigen beteiligen (Abb. 2), biegen sie sich beim Vollknolligen Lerchensporn oft selber um fast 90° zur Seite, wodurch seine Blüten nahezu senkrecht gestellt werden. Bei letzterem vor allem sind auch Drehungen (Torsionen) der Blütenstiele an der Einbringung der Blüten in die Aufblühlage und ihrer Einfügung in die Gesamtordnung des Blütenstandes beteiligt.

Stellt man fest, wie sich die Blüten der verschiedenen Längszeilen in Bezug auf die Bespornung und ihr Überneigen verhalten, so ergibt sich die erstaunliche Tatsache, daß nicht nur die in den Längszeilen übereinander stehenden Blüten zumeist auf der gleichen Seite gespornt sind, sich also im wesentlichen nach der selben Seite wenden müssen, daß vielmehr auf einer Seite der Blütentraube zwei (oder drei) Zeilen mit rechts-gespornten, nach links überneigenden, auf der anderen drei (oder zwei) Zeilen mit links-gespornten und nach rechts sich wendenden Blüten liegen (Abb. 6a und b). Es entsteht auf diese Weise eine Schau- oder Vorderseite bzw. eine Rückseite des Blütenstandes, dessen oben bereits erwähnte Einseitswendigkeit.

Dies ist um so bemerkenswerter, als die Entscheidung über die Bespornung schon sehr früh an den Blütenanlagen und Knospen der unterirdischen Knollen fällt, wie die Untersuchung von Blütenständen im Spätherbst oder Vorwinter lehrt. Durch gewisse innere Bedingungen, deren genaue Kennzeichnung zunächst nicht möglich ist, entwickeln sich, wie aus den Blütenstandsanalysen hervorgeht, auf der einen Seite der Blütenstände vorwiegend rechts-, auf der anderen Seite links-gespornte Blüten (vgl. Übersicht Teil I). Dabei zeigt sich, daß die Ebene, welche in der Blütentraube die Seite mit den rechts gespornten Blüten von der mit den links gespornten scheidet, an der Schauseite derselben durch jeden der fünf Geradzeilen-Zwischenräume (A bis D), an der Rückseite aber durch jede der Geradzeilen verlaufen kann. Offensichtlich verläuft sie aber am häufigsten so, daß einerseits die über den Blüten 2 und 5 der Traube aufsteigenden Geradzeilen links bzw. rechts von dieser Ebene in der Mitte der Schauseite liegen, andererseits diese Ebene aber auf der Rückseite durch jene Geradzeile verläuft, in der die erste (älteste) Blüte die unterste ist (vgl. Abb. 6a und Übersicht Teil II, insbesondere Beispiel Nr. 1). In den Zwischenraum A zwischen Blüte 2 und 5 (vgl. Abb. 6a und Übersicht Nr. 1, 7, 8, 10) fiel bei 76 wahllos herausgegriffenen Blütenständen 29mal diese Symmetrie-Ebene, in die nach rechts anschließenden Zwischenräume B 20mal (Nr. 3), C 12mal (Nr. 5, 9), D 8mal (Nr. 4) und E 7mal (Nr. 2, 6). Eine Erklärung für die offensichtlich einer Regel gehorchende Abnahme der Fälle in dieser Folge ist schwer zu geben.

Von 858 Blüten aus 63 Blütenständen des Hohl- und des Vollknolligen Lerchensporns wichen 135 Blüten von der geschilderten Regelmäßigkeit der Spornstellung ab. Von diesen Abweichern aber fiel knapp der dritte Teil (41) auf die rückseitigen Geradzeilen (vgl. Übersicht Teil II: Blüte 8 in Beispiel Nr. 2, Blüte 15 in Nr. 4, Blüte 12 in Nr. 5, Blüten 23 und 28 in Nr. 6, Blüte 16 in Nr. 8, Blüte 2 in Nr. 9 und Blüten 11 und 16 in Nr. 10). Da in diesen Rückseitenzeilen aber jede Blüte, sei sie rechts- oder linksgespornt, sich auf alle Fälle in die Ordnung einer der beiden Seiten einfügt, fallen diese Abweicher nicht störend aus dem Gesamtbild des Blütenstandes heraus. Es bleiben also aus der Gesamtzahl von 858 Blüten nur 94 als verkehrt gerichtete Blüten übrig, von denen aber noch eine ganze Anzahl durch Blütenstiel-Torsionen sich zuletzt der allgemeinen Ordnung der Einseitswendigkeit einfügen. So kann man in vollkommen einseitswendigen Blütentrauben also doch auf Bespornungsabweicher in den Längszeilen stoßen (vgl. Übersicht Nr. 6 und Nr. 9), wie man aber auch in Blütentrauben mit nicht fehlerfreier Einseitswendigkeit gelegentlich nur abweicherlose Geradzeilen festzustellen vermag (desgl. Nr. 7). Die verhältnismäßig größere Häufigkeit von Unregelmäßigkeiten in der Bespornung der rückseitigen Blüten-Geradzeilen könnte man sich so zustande gekommen denken, daß die Grenze der stofflichen Ursache, welche die verschiedene Bespornung der Blüten auf den beiden Blütenstandsseiten bewirkt, mit ihren Ver-

zahnungen gerade durch sie hindurchgeht. Im allgemeinen sieht man an den Wuchsorten die Schauseiten der Blütentrauben nach allen Richtungen stehen. An Hängen aber kehren die Blütenstände vorwiegend die Sporne der Böschung zu, die Blütenöffnungen schauen also hier dem freien Luftraum entgegen, von dem sowohl das Licht als auch der Insektenanflug kommen. In ganz vereinzelten Fällen stieß ich auf Blüten mit zwei normal entwickelten Spornen. So war z. B. die 6. Blüte eines 18blütigen Knospenstandes des Hohlknolligen Lerchensporns von Stauffenberg bei Gießen (30. März 1948) zweigespornt. Sie stand in ihrer Geradzeile an einer Stelle, an der ein Wechsel in der Bespornungsrichtung eintrat: Blüte 1 rechtsgespornt, Blüte 6 rechts- und links gespornt, Blüten 11 und 16 linksgespornt (vgl. Übersicht Nr. 10).

Kelchblätter sind, da sie frühzeitig abfallen, an den aufgeblühten Lerchenspornblüten nicht mehr vorhanden. Als kleine weißliche Schüppchen kann man diese zarten Gebilde aber an den Knospen vorn und hinten am Grund der seitlichen Blütenblätter finden (Abb. 7d und e, Abb. 8k und l), welche den äußeren Blütenblattkreis bilden und zu dem lippigen Schau- und Anflugapparat werden. Die Blütenblätter des inneren Kreises, ihrer Anlage nach das obere und untere, sind an der Spitze miteinander verwachsen und bilden über der breiten, sternförmigen Narbe und den dieser anliegenden Staubbeuteln eine oben und unten geschlitzte Kapuze. Durch sie findet das am Blüteneingang anfliegende Insekt diesen verschlossen. Bei seinen Bemühungen, zum Nektar vorzudringen, klappt die Kapuze nach unten in eine Grube der gleichfalls nach abwärts beweglichen Unterlippe. Form und Bau der Kapuzenblätter machen diese zu einem der eigenartigsten Beispiele von Blatt-Asymmetrie. Sie gliedern sich nicht nur in einen vorderen breiteren, durch einen Gelenkeinschnitt gegen den kleineren hinteren Abschnitt abgegrenzten Teil, sondern zeigen auch, wie ein durch die Blüte dicht hinter der Ober- und Unterlippe geführter Querschnitt erkennen läßt, eine mächtige Verdickung der der Oberlippe zugewendeten Seite. Hierdurch wird eine Versteifung des vorderen, beim Insektenanflug belasteten Kapuzenteils bewirkt, welcher nach dem Abflug des Besuchers elastisch in die alte Lage zurückkehrt. Im Gegensatz hierzu verliert bei den gelbblühenden Lerchensporn-Arten die Kapuze durch die Belastung des besuchenden Insektes endgültig den Zusammenhang mit den übrigen Blütenteilen. Sie bleibt, in ihre beiden Teile getrennt, nach unten gedrückt stehen, während der Griffel durch den Zug des oberen Staubfadenbandes in die Höhlung der Oberlippe hinaufgebogen wird. So ist hier leicht zu erkennen, welche Blüten bereits von Insekten besucht wurden.

Die Staubblätter sind bis dicht unter die Pollensäcke mit ihren Fäden zu zwei breiten, den Fruchtknoten rinnenartig und senkrecht zu den Kapuzenblättern umfassenden Bändern verwachsen. Jedes derselben trägt an seiner Spitze zwischen zwei halben eine vollständige, vierbeutelige Anthere. Das Staubblattband der sporntragenden Seite setzt sich nach

rückwärts als stielartige, dem Sporn weitgehend angewachsene Nektardrüse fort.

Nur langrüsselige und kräftige Insekten gelangen auf normalem Weg vom Blüteneingang her zu dem tief im Sporn geborgenen Nektar. Als eifrigster und in blühenden Lerchensporn-Beständen wohl nie vermißter Besucher ist die weitverbreitete Frühlings-Pelzbiene *(Anthophora pilipes)* zu nennen, die mit ihrer körperlangen Zunge den Lerchensporn-Nektar ohne Schwierigkeit erreicht. Unermüdlich sieht man sie von Blütentraube zu Blütentraube fliegen und deren Blüten von unten nach oben ausbeuten. Hierbei bringt die Biene von den jeweils zuletzt besuchten jüngeren Blüten Pollen auf die Narben der älteren Blüten des anschließend besuchten Blütenstandes und bewirkt so die beim Lerchensporn allein fruchtbare Fremdbestäubung. Aber auch Hummeln wie die Erdhummel *(Bombus terrestris)* und die im Südwesten Deutschlands bis ins Lahn- und Maingebiet vorkommende und stellenweise nicht seltene große blauschwarze Holzbiene *(Xylocopa violacea)* sind gleichfalls erpicht auf den Nektar der Lerchenspornblüten. Da aber ihre Zungenlänge nicht ausreicht, um diesen vom Blüteneingang her zu bekommen, beißen sie mit ihren kräftigen Kiefern die Sporne auf und kommen so unter Umgehung der Bestäubungsvorrichtung zum Zuckersaft (Abb. 2). Eine genaue Untersuchung der Blütenstände eines Standortes zeigt, wie erstaunlich groß oft der Anteil der aufgebrochenen Blüten ist. An ihnen hält übrigens gerne unsere Honigbiene *(Apis mellifica)* Nektar-Nachlese.

Aus dem zweiblättrigen, einfächrigen Fruchtknoten der Lerchensporn-Blüten entwickeln sich schotenförmige, wie die Blüten nach einer Seite gewendete, überneigende Kapseln (Abb. 3). Schon Anfang Mai findet bei den frühlingsblühenden Arten das Ausstreuen der rundlichen schwarzen, hochglänzenden Samen statt. Dabei lösen sich die beiden Fruchtblätter, ähnlich wie das bei den Schoten der Kreuzblütler (Cruciferae) der Fall ist, von unten nach oben von einem hier allerdings nicht mit einer falschen Scheidewand ausgespannten, aus den Samenleisten gebildeten Rahmen (Replum), an welchem die Samen mitunter noch eine Zeit lang hängen bleiben. Sehr auffällig sind weiße, fleischige, stets dem Narbenende der Frucht zugewendete Nabelschwielen, welche bei den Samen des Hohlknolligen Lerchensporns wurmförmig, bei denen des Vollknolligen Lerchenspornes läppchenartig ausgebildet sind. Ihnen zuliebe werden diese Samen wie die vieler anderer Frühlingspflanzen begierig von Ameisen gesammelt und verschleppt. Die Keimung findet erst im Frühling des kommenden Jahres etwa gleichzeitig mit dem Durchbruch der Blätter und Blütenstände statt. Dann sieht man, der großen Fruchtbarkeit der Pflanzen entsprechend, in großer Zahl die Keimpflanzen in und um die Lerchensporn-Bestände sich emporrecken, leicht erkennbar an dem langgestielten schmalen Keimblatt, das hier, trotz der Zugehörigkeit des Lerchensporns zu den Zweikeimblättlern (Dikotyledonen), nur in Einzahl vorhanden ist.

LITERATUR

GOEBEL, K. (1924/28): Organographie der Pflanzen 1. Teil, 3. Aufl. und Ergänzungsband: Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen und deren teleologische Deutung, 2. Aufl. (G. FISCHER) Jena.

IRMISCH, TH. (1860): Über einige Fumariaceen. — Abhandl. d. Naturforsch. Gesellsch. zu Halle, VI.

JOST, L. (1890): Die Erneuerungsweise von *Corydalis solida*. Botanische Ztg., **48**.



Abb. 1. Frisch durchgebrochene Blütentriebe des Hohlknolligen Lerchensporns *(Corydalis cava)*; $^4/_5$ nat. Gr.-Aufn. Verf., Buschwald am Weidsee bei Schloß Seehaus (Obb.), 28. März 1939.

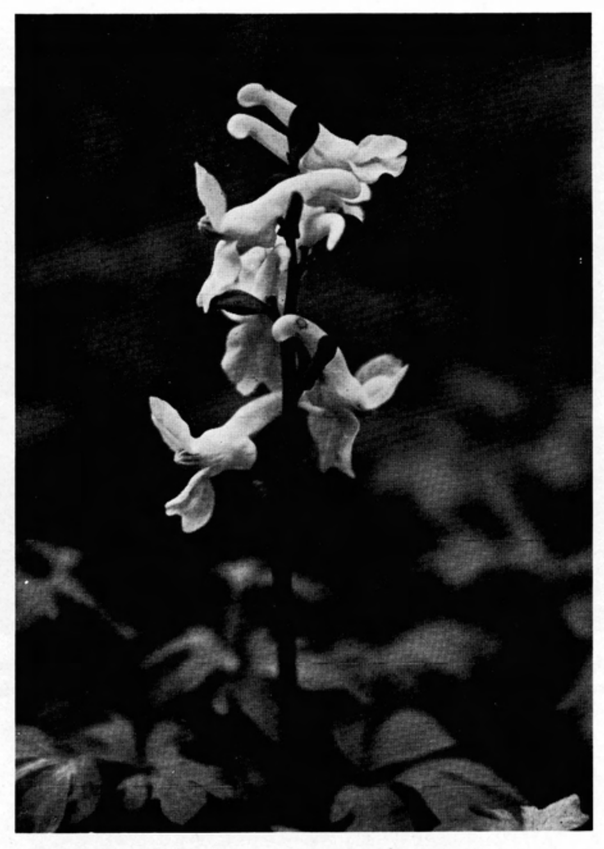


Abb. 2. Weißblühender Hohlknolliger Lerchensporn *(Corydalis cava)*; $^1/_1$ nat. Gr.-Aufn. Verf., Buschwald am Weidsee bei Schloß Seehaus (Obb.), 31. März 1936.



Abb. 3. Fruchtender Mittlerer Lerchensporn *(Corydalis fabacea)*; $^1/_2$ nat. Gr.-Aufn. Verf., Hecken bei Rudingshain (Vogelsberg), 1. Mai 1955.



Abb. 4. Dottergelber Lerchensporn *(Corydalis lutea)*; $^3/_8$ nat. Gr.-Aufn. Verf., Gartenmauer in Fischerhude bei Bremen, 31. Mai 1967.



Abb. 5. Rankender Lerchensporn *(Corydalis claviculata)*; $^2/_3$ nat. Gr.-Aufn. Verf., Rautendorfer Moor bei Fischerhude, 2. Juni 1967.

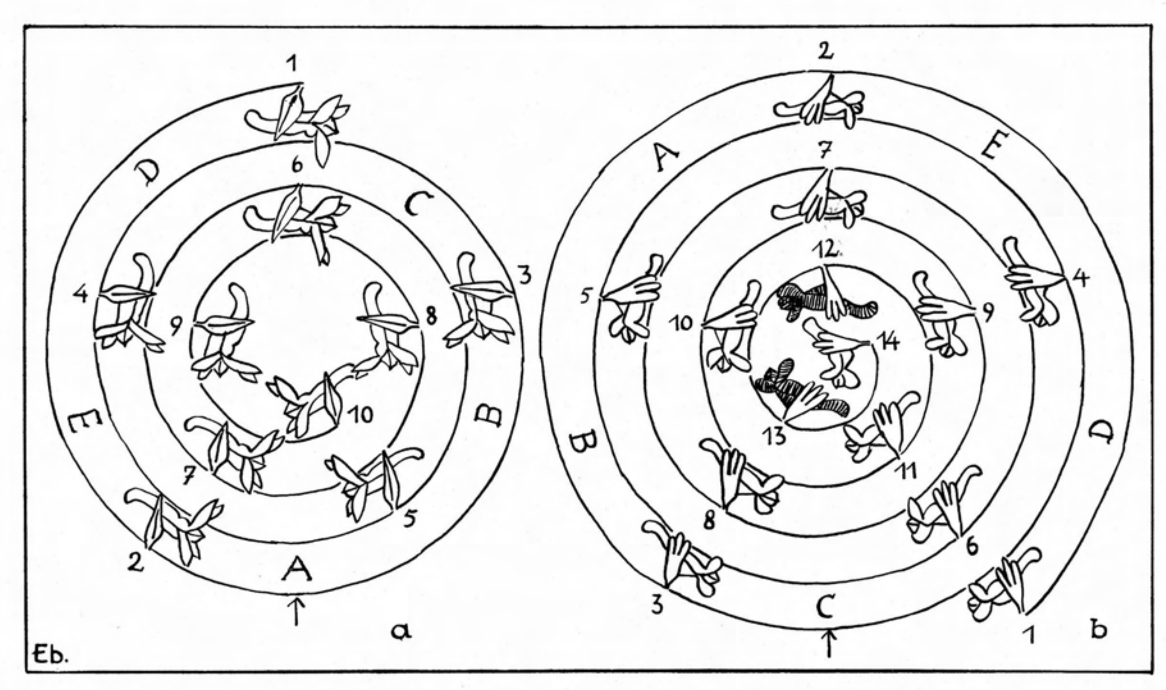


Abb. 6. Diagramme von Blütenständen: a) des Hohlknolligen, b) des Vollknolligen Lerchensporns. Die durch Pfeile angedeutete Mitte der Schauseite der Blütenstände zum Beschauer gerichtet; die dunkel angelegten Blüten sind die Abweicher in ihren Geradzeilen (vgl. Übersicht Nr. 1 und Nr. 5).-Urzeichn. Verf.

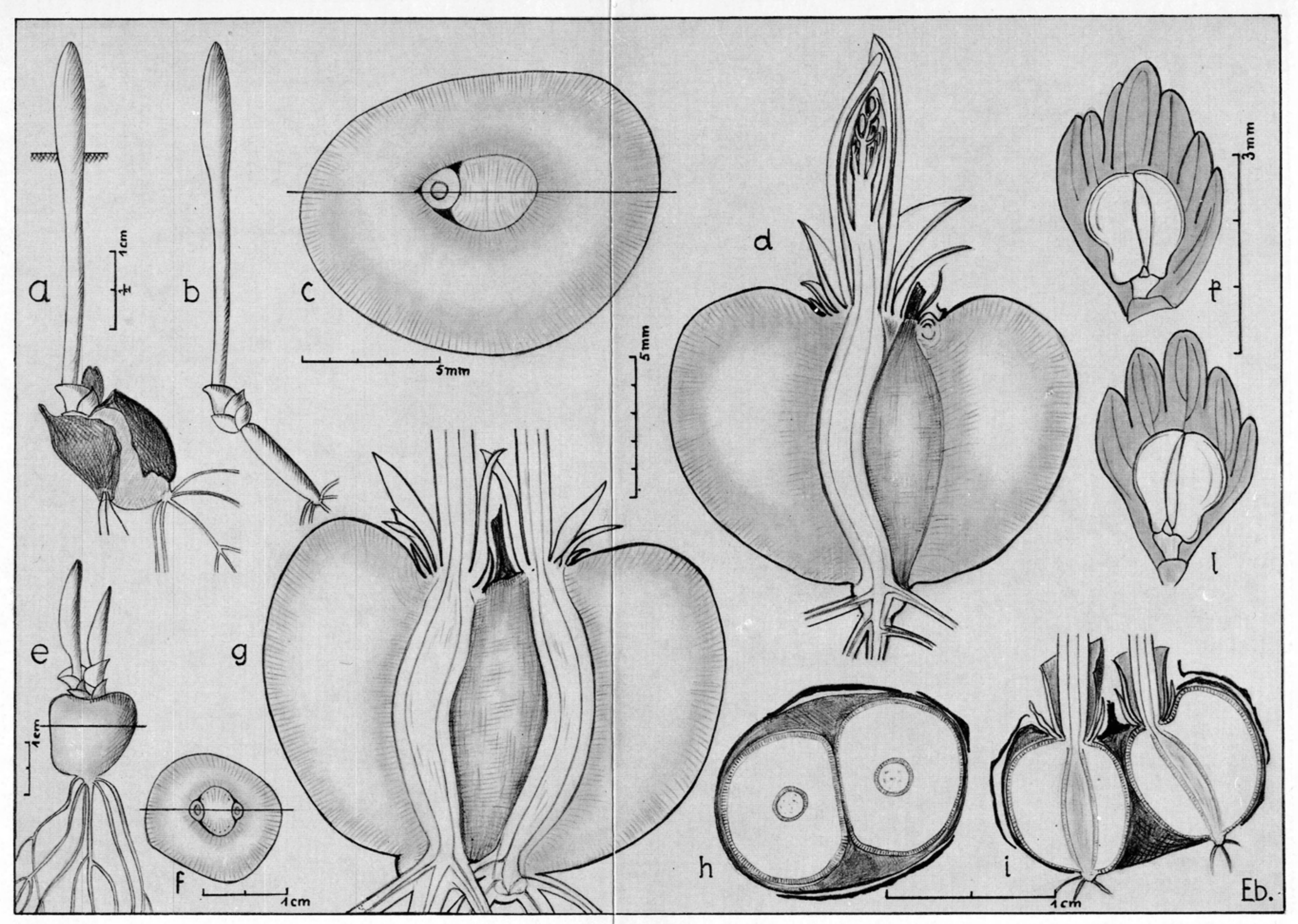


Abb. 8. Vollknolliger Lerchensporn *(Corydalis solida)*: a) aus der Niederblattknospe im Schutz des letzten Niederblattes ungekrümmt durch die Bodenoberfläche hindurchstoßender Blütentrieb; an der Knolle die zerdrückten Reste der vorjährigen Knolle; 18. 1. 1948. b) wie vor, die vorjährige Knolle (Speicherknolle) ist abgetragen, die blühbare Pflanze mit der zu ihr gehörenden noch nicht verdickten neuen Knolle. c) Querschnitt durch eine Knolle zu Beginn der Knospenstreckung; innerhalb des Speichergewebes liegt links neben dem zum Teil schon zusammengedrückten Leitstrang die Knollenanlage der zur Blüte kommenden Pflanze; 23. 11. 1947, d) Längsschnitt durch eine frisch austreibende Knolle in der Ebene, welche die Linie in c) anzeigt: rechts neben der die Wurzeln und den Blütentrieb tragenden neuen, noch nicht verdickten Knolle der Leitstrang der alten mit dem Rest des vorjährigen Blütentriebes; daneben eine nicht zur Entwicklung gekommene Achselknospe der vorjährigen Pflanze; 23. 11. 1947. e), f) und g) mit zwei Blütenknospen austreibende Knolle; 23. 11. 1947. h) und i) Quer- und Längsschnitt durch eine Pflanze, welche zwei Blütenstengel hervorgebracht hatte, zur Fruchtzeit mit den neuen vollentwickelten Speicherknollen; zweifache Umhüllung durch die Reste der vorjährigen und der vorvorjährigen Knolle; 2. 5. 1947. k) und l) Blüte 1 und 3 eines jungen Blütenstandes von innen gegen das gefingerte Tragblatt; k) rechts-, l) linksgespornt; 27. 11. 1947.-Urzeichn. Verf.

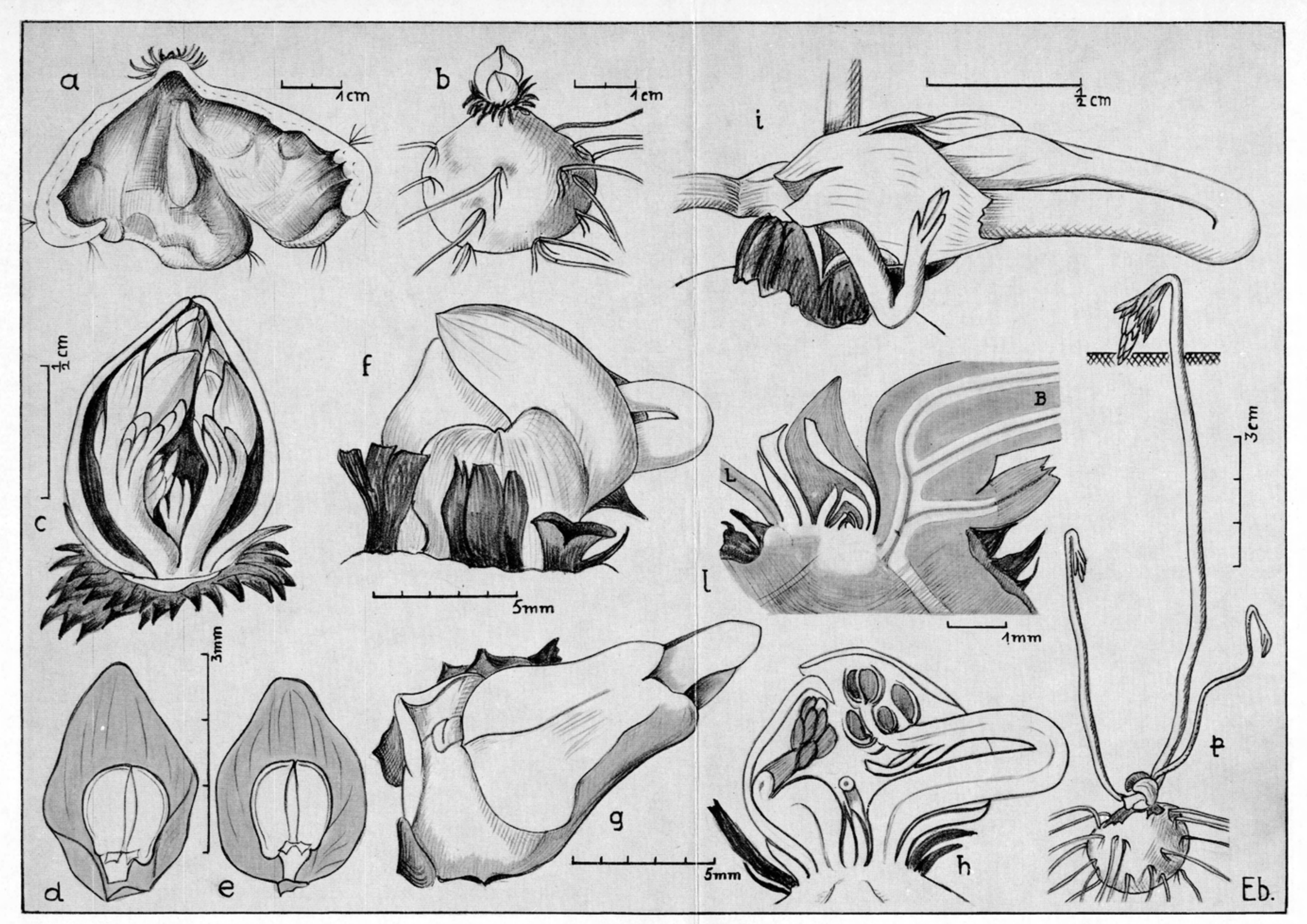


Abb. 7. Hohlknolliger Lerchensporn *(Corydalis cava)*: a) längsgespaltene alte, hinten weit offene Knolle mit Wurzelresten, in der Ruhezeit; 29. 9. 1947. b) austreibende Knolle mit stark vergrößerter Niederblattknospe; neben den abgestorbenen Wurzeln frisch ausgetriebene; 23. 11. 1947. c) wie vor, die nach dem Beschauer gelegenen Teile der Niederblätter abgetragen; im Inneren der Knospe, noch aufrecht, zwei Blütenstände und zwei Laubblätter; 23. 11. 1947. d) und e) aus vor, Blüte 1 und 2 des größeren Blütenstandes, von innen gegen das eiförmige Tragblatt gesehen, d) links-, e) rechtsgespornt. f), g) und h) durch den Grund eines der großen Niederblätter einer Knospe bricht ein Blütenstandsstiel gekrümmt hindurch; f) von der Seite, g) von oben, h) im Längsschnitt; 13. 12. 1947. i) aus dem gesprengten Niederblatt waagerecht zur Seite wachsender Blütenstand, nach anderen Richtungen sind drei Laubblätter durchgebrochen; 9. 1. 1948. k) durch die Erdoberfläche hindurchgestoßener Blütenstand, im Boden zwei nach oben wachsende Laubblätter; 31. 3. 1947. l) wie vor, Knollenscheitel längsgeschnitten: zwischen dem Grund des Laubblattstieles (L) und des Blütenstandstieles (B) die Knospe des Knollengipfels. Urzeichn. Verf.